

УДК 576.895.121 : 591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЦЕРКОМЕРА¹ ЦИСТИЦЕРКОИДА *TRICHOCEPHALOIDES MEGALOCEPHALA*

Г. П. Краснощеков

Институт биологических проблем Севера,
Дальневосточный научный центр АН СССР, Магадан

Описана ультраструктура церкомера личинок *Trichocephaloides megalcephala*. Морфологические данные свидетельствуют об интенсивном синтезе белковых субстанций клетками церкомера. Предполагается, что основной функцией церкомера является продукция межуточного вещества наружной оболочки, выполняющей, по аналогии с гликокаликсом, защитную функцию.

Предварительное изучение гистологии личинок цестод семейств *Nympolepididae* (род *Aploparaksis*) и *Dilepididae* показало существенные различия морфологии церкомера представителей этих таксонов. Для личинок цестод семейства *Dilepididae* характерны ранняя отшинуровка зачатка церкомера от тела формирующейся личинки, интенсивный рост и дифференцировка церкомера после инвагинации сколекса, наличие между церкомером и средой промежуточного хозяина плотной наружной цисты, изоляция ткани церкомера от элементов внутренней цисты, выраженная базофилия цитоплазмы клеток церкомера, расположение клеток в виде тяжей, трубочек, накопление между последними большого количества межуточного вещества (Краснощеков, Томиловская, 1978).

У личинок цестод семейства *Nympolepididae* разделения тканей церкомера и тела личинки не наблюдается даже у зрелых цистицеркоидов, церкомер непосредственно переходит во внутренние слои цисты; в нем можно выделить наружный и внутренний отделы, базофилия цитоплазмы клеток выражена слабо, в клетках содержится большое количество гликогена, церкомер погружен в гемоцель промежуточного хозяина (Краснощеков, Бондаренко, 1975, 1976).

Естественно предположить, что эти морфологические различия функционально обусловлены. К сожалению, сведения о значении церкомера для жизнедеятельности личинок весьма скучные. Имеются указания на возможную его роль в бесполом размножении (Скрябин, Матевосян, 1945) и трофике личинок (Moczon, 1973; Краснощеков, 1975). Однако церкомер личинок цестод сем. *Dilepididae* имеет ряд особенностей, не согласующихся с этими предположениями.

С целью уточнения функции церкомера цистицеркоидов цестод этого семейства было проведено изучение ультраструктуры церкомера личинок *Trichocephaloides megalcephala*. Исследовались зрелые личинки в возрасте 4—5 недель, полученные экспериментальным заражением *Chironomus* sp. Личинки фиксировались в 2%-м растворе глютаральдегида ($\text{pH}=7.6$) с постфиксацией 1%-м раствором четырехокиси осмия ($\text{pH}=7.4$). В процессе дегидратации материал контрастировался 2%-м раствором уранилацетата в 70%-м спирте. Срезы исследовались в микроскопе УЭМВ-100К.

¹ Под церкмером в данном случае понимается гомолог хвостового придатка, располагающийся между цистой и наружной оболочкой личинки.

Ткань церкомера состоит из разветвленных тяжей, погруженных в гранулярное межуточное вещество, заполняющее пространство между глиокаликсом внутренней цисты и наружной оболочкой личинки. Тяжи церкомера имеют типичную для покровных тканей плоских червей организацию. Они образованы поверхностным синцитиальным слоем, связанным с располагающимися в центре тяжей клеточными телами (цитонами) цитоплазматическими мостиками (рис. 1, б). Базальная мембрана, мышечные или какие-либо элементы других тканей, помимо покровных, отсутствуют.

Цитоны звездчатой формы, с многочисленными цитоплазматическими отростками. Ядро их крупное, занимает большую часть тела клетки, неправильно овальной формы с многочисленными выростами и инвагинатами. Кариоплазма светлая цитоплазмы. В центре ядра располагается круглое ядрышко умеренной плотности, по периферии кариоплазмы имеются скопления хроматина (рис. 1, а).

Цитоплазма цитонов плотная, содержит многочисленные рибосомы, развитую гранулярную эндоплазматическую сеть в виде длинных, расположенных параллельно или концентрически каналцев, 1—2 комплекса Гольджи, многочисленные митохондрии (рис. 1, а) и различные цитоплазматические включения в виде везикул, миelinовых структур, кристаллов. Комплекс Гольджи представлен 3—4 центрально расположенными уплощенными цистернами и многочисленными мешочками, содержащими более или менее плотное гомогенное осмиофильное вещество (рис. 2, д). В редких случаях встречаются расширенные цистерны и крупные осмиофильные гранулы зернистого вида. По периферии комплекса Гольджи выявляются каналцы гладкой эндоплазматической сети, образующие концентрические или спиралевидные фигуры.

Митохондрии отличаются плотным матриксом, кристы продольные, располагаются, как правило, параллельными рядами. Размер и форма митохондрий непостоянные, наряду с овальными встречаются сильно вытянутые и изогнутые митохондрии, с перетяжками и расширениями (рис. 1, а; 2, г). В отдельных случаях наблюдается вакуолизация матрикса.

Помимо обычных клеточных органелл, в цитоплазме цитонов тегумента встречаются кристаллы различного вида, концентрические структуры, типичные миelinовые тельца, мультивезикулярные скопления. На поперечном разрезе кристаллов выявляются два типа их организации: одни состоят из параллельных рядов мелких гексаэдров, соединенных перемычками (рис. 2, б), другие — из толстых, интенсивно осмиофильных X-образных субъединиц (рис. 2, в). На срезах иной ориентации первому типу, по-видимому, соответствуют наиболее часто встречающиеся плотные кристаллы самой разнообразной величины и формы, состоящие из чередующихся плотных и светлых слоев, объединенных в тяжи, идущие в различных направлениях (рис. 1, в). Реже обнаружаются крупные кристаллы цилиндрической формы. В них на фоне гомогенного умеренной плотности материала видны более плотные тяжи, располагающиеся продольно (рис. 2, а). Как правило, такие кристаллы локализуются вне клеток, размеры их значительно варьируют. В краевой зоне подобных кристаллов нередко видны многочисленные вакуоли; включения осмиофильных тяжей в этих участках отсутствуют.

В цитоплазме цитонов также обнаруживаются своеобразные концентрические фигуры (рис. 2, е). Элементарной структурой их, как правило, является кольцо, в отдельных случаях незамкнутое, из двух слоев плотного осмиофильного материала, разделенных электронносветлым слоем. Снаружи и изнутри осмиофильный материал ограничен тонкими мембранными. Как правило, концентрические фигуры состоят из 2 таких элементов, располагающихся один в другом и разделенных прослойками цитоплазмы. Центральную часть их занимают скопления гомогенного или зернистого осмиофильного материала. По плотности слоев, наличию тонкой наружной мембранны, ширине центрального светлого слоя концентрические тельца напоминают видоизмененные митохондрии.

Цитоплазма дистальных участков цитоплазматических отростков отдельных цитонов тегумента разрежена и содержит большое количество везикул самых разных размеров и форм, окруженных толстой осмиофильтральной мембраной (рис. 1, б). Везикулы выглядят «пустыми» или содержат гомогенную массу низкой электронной плотности, мелкие осмиофильтральные гранулы. Отдельные везикулы, как правило, объединяются общей мембраной в группы различной величины (рис. 2, а), включающие также мультивезикулярные структуры миелинового типа. Мультивезикулярные структуры с большим постоянством обнаруживаются между клетками и в субтегументальном пространстве, но не в цитоплазматических мостиках и поверхностном синцитии. Наряду с везикулярными комплексами в субтегументальном пространстве встречаются миелиновые структуры и кистовидные расширения, выполненные мелкозернистой массой умеренной плотности.

В цитоплазматических мостиках между цитонами и синцитиальным слоем содержатся рибосомы, единичные митохондрии и микротрубочки (рис. 1, б). Матрикс дистальной цитоплазмы умеренной плотности, содержит многочисленные рибосомы, микротрубочки и (непостоянно) мелкие митохондрии и комплекс Гольджи (рис. 2, б). Поверхность тегумента покрыта многочисленными микроворсинками. Часть микроворсинок дихотомически делится вблизи основания. Концевые отделы микроворсинок в большинстве случаев колбообразно расширены, содержат центрально расположенную вакуоль.

Обычны картины выхода мультивезикулярных телец через тегумент в прилежащее межуточное вещество. При этом наружная мембрана, окружающая комплекс везикул, сливается с цитоплазматическими мембранами тегумента и через образовавшееся отверстие одиночные везикулы или их группы освобождаются наружу. Многочисленные везикулы и мультилямиллярные структуры выявляются между микроворсинками и в прилежащем межуточном веществе (рис. 1, г).

Таким образом, церкомер *T. megalcephala* состоит исключительно из элементов покровных тканей. Последние, имея типичное для цестод строение, отличаются некоторыми особенностями: поверхность их покрыта микроворсинками, а не микротрихиами, отсутствуют базальная мембрана и мышечные элементы, цитоны отделены от поверхностного синцитиального слоя субтегументальным пространством.

Клеточные тела тегумента содержат большое количество свободных рибосом, развитую гранулярную эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи и многочисленные митохондрии. Все это свидетельствует об интенсивном синтезе, прежде всего белковых субстанций. Это можно объяснить двумя факторами: во-первых, интенсивной пролиферацией клеточных элементов, что подтверждается преимущественным ростом церкомера после инвагинации, и, во-вторых, активной секрецией межуточного вещества в этот период.

Мультивезикулярные и мультилямиллярные структуры описаны в цитонах тегумента цестод и trematod, откуда они транспортируются в синцитиальный слой (Smyth, 1972; Wilson, Barnes, 1974). В церкомере *T. megalcephala* мультивезикулярные структуры выявляются исключительно в периферических участках цитоплазматических отростков и выделение их происходит не в дистальную цитоплазму тегумента, а в субтегументальное пространство, куда они попадают, по-видимому, путем отшнуровки измененных участков клетки.

Механизм последующего выделения мультивезикулярных телец в полость наружной цисты через синцитиальный слой неясен, однако следует отметить, что каких-либо пор в тегументе вне связи с выходом этих телец мы не наблюдали. Разрушаясь, мультивезикулярные структуры трансформируются в межуточное вещество.

Кристаллы также неоднократно описаны в тегументе гельминтов (Threadgold, 1962; Harris, Cheng, Cali, 1974), хотя какие-либо указания на их функцию отсутствуют. Нам представляется логичным предполо-

жить, что везикулярные комплексы, кристаллические включения так же, как миелиновые и концентрические тельца в цитонах церкомера цистицеркоидов *T. megalocephala*, имеют сходную природу и возникают в результате фанероза липо-протеиновых комплексов их цитоплазмы (Поликар, Бесси, 1970).

На основании изучения ультраструктуры церкомера личинок *T. megalocephala* можно сделать вывод, что основной функцией его является продукция междуочного вещества наружной цисты, играющего, по-видимому, у зрелых личинок защитную роль, как это предполагается для гликокаликса.

Л и т е р а т у р а

- Краснощеков Г. П. 1975. О проницаемости покровов цистицеркоидов. В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии, Владивосток: 269—275.
- Краснощеков Г. П., Бондаренко С. К. 1975. Морфология цистицеркоидов цестод рода *Aploparaksis* (Нутменолепидиды). В кн.: Паразитические организмы Северо-Восточной Азии, Владивосток: 247—223.
- Краснощеков Г. П., Бондаренко С. К. 1976. Гистохимическое изучение цистицеркоидов цестод рода *Aploparaksis Clerc, 1903* (Нутменолепидиды). Паразитология, 10 (1): 25—30.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. 1978. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoidea, Dilepididae). Паразитология, 12 (2): 108—115.
- Поликар А., Бесси М. 1970. Элементы патологии клетки. Изд. «Мир»: 95—108.
- Скрыбин К. И., Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты, гименолепидиды домашних и охотничьи-промышленных птиц. М., Сельхозгиз: 47—49.
- Hagglund K. R., Cheng T. C., Cali A. 1974. Electron microscope study of the tegument of the metacercaria and adult of *Leucochloridomorpha constantiae* (Trematoda: Brachylaemidae). Parasitology, 68 (1): 57—67.
- Мосзон Т. 1973. Histochemical studies on the enzymes of *Hymenolepis diminuta* (Rud., 1819) (Cestoda). II. Nonspecific and specific phosphatases in oncospheres and cysticercoids. Acta parasitol. pol., 21: 99—106.
- Smyth J. D. 1972. Changes in the digestive-absorptive surface of cestodes during larval adult differentiation. In: Symp. Brit. Soc. Parasitol., 10: 41—70.
- Threadgold L. T. 1962. An electron microscope study of the tegument and associated structure of *Dipylidium caninum*. Q. J. Microsc. Sc., 103 (1): 135—140.
- Wilson R. A., Barnes P. E. 1974. The tegument of *Schistosoma mansoni*: observation on the formation, structure and composition of cytoplasmic inclusions in relation to tegument function. Parasitology, 68 (2): 239—258.

ULTRASTRUCTURE OF THE CERCOMERE OF THE CYSTICERCOID TRICHOCEPHALOIDES MEGALOCEPHALA

G. P. Krasnoshchekov

S U M M A R Y

The cercomere of the larvae of *Trichocephaloides megalocephala* is formed exclusively by tegumentary tissues. The cytons of the tegument contain a great number of ribosomes, developed Golgi complex and numerous mitochondria that is indicative of the intensive synthesis, protein substances first of all. A distinct secretion of multivesicular membranes into subtegumentary space and further secretion of vesicles through the distal portion of the tegument into the external cyst cavity was observed. The main function of the cercomere is a production of the ground substance which apparently fulfills a protective function as it is suggested for glycocalyx.

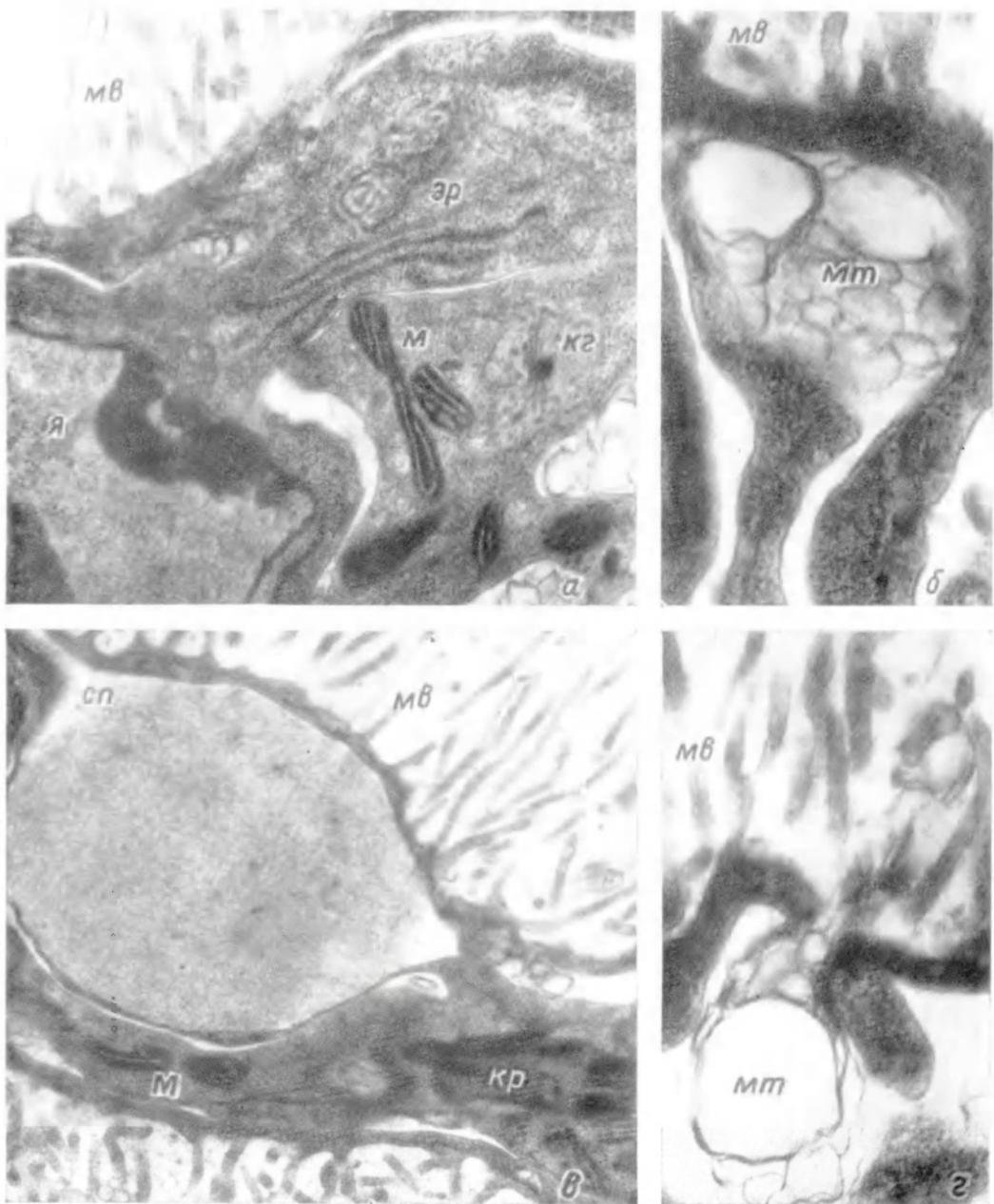


Рис. 1.

a — питон тегумента церкомера *Trichocephaloidea megalcephala*. Ув. 26000; *б* — мультивезикулярные тельца в цитоплазматическом отростке клетки тегумента. Ув. 38000; *в* — фрагмент тяжа церкомера с кистовидным расширением субтегументального пространства. Ув. 14000; *г* — выход мультивезикулярного тельца через тегумент. Ув. 36000. *кз* — комплекс Гольджи, *кп* — кристаллы, *м* — митохондрии, *мв* — микровилли, *мт* — мультивезикулярные тельца, *сп* — субтегументальное пространство, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.

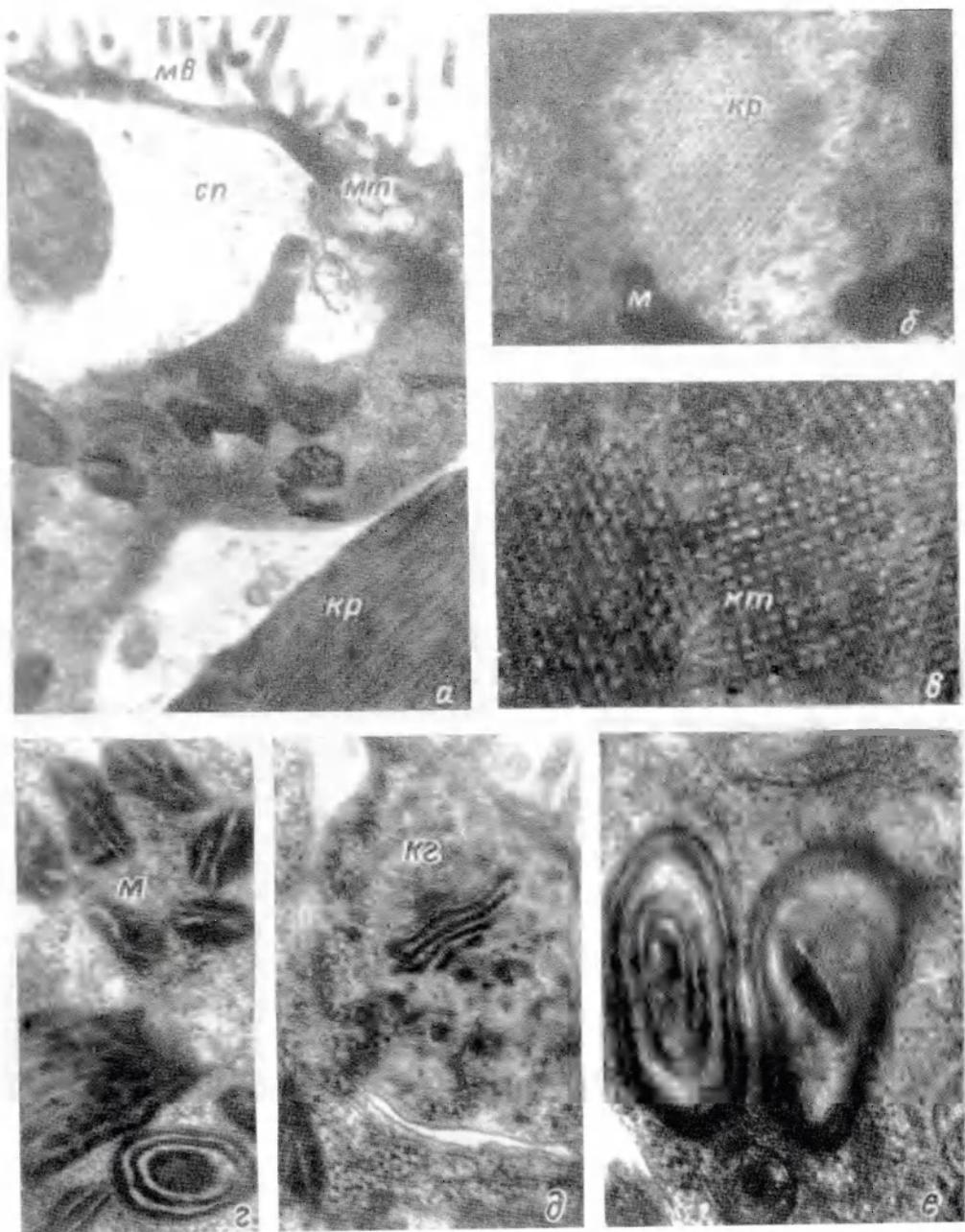


Рис. 2.

a — кристаллическое образование в межклеточном пространстве. Ув. 26000; *b, e* — кристаллы в цитоплазме питона тегумента. Ув. 38000; *c* — митохондрии. Ув. 38000; *d* — комплекс Гольдки в поверхностном синцитии. Ув. 38000; *f* — концентрические тельца. Ув. 38000. *Kt* — концентрические тельца.